

Estados de desarrollo en *Anadia bogotensis*: aportes a la comprensión de la evolución del plan corporal en Gymnophthalmoidea (Squamata)

Adriana Jerez¹, Andrea Bonilla-Garzón², David Samuel Castellanos Montilla³

¹ Laboratorio de Ecología Evolutiva, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Carrera 45 N° 26-85, Bogotá, Colombia.

² Universidad Autónoma de Baja California Sur, Km 5.5 Carretera al Sur, Mezquitito, La Paz, Baja California Sur 23080, México.

³ Laboratorio de Ecología Evolutiva, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Carrera 45 N° 26-85, Bogotá, Colombia.

Recibido: 15 Abril 2020

Revisado: 18 Mayo 2020

Aceptado: 05 Junio 2020

Editor Asociado: J. Goldberg

doi: 10.31017/CdH.2020.(2020-018)

ABSTRACT

Embryonic development in *Anadia bogotensis* and body plan evolution in Gymnophthalmoidea (Squamata). Gymnophthalmoidea lizards inhabit in Central and South America from lowlands to highland Andes. This clade presents species with different body plans; lacertiform species exhibit short and robust bodies and well-developed limbs whereas serpentiform species have elongate bodies and limb reduction. Between these two extreme body plans, we found intermediate forms such as *Anadia bogotensis*, with a less elongated body and limbs fully developed but not very robust. We describe the embryonic development of *Anadia bogotensis*, and compare it with serpentiform species of Gymnophthalmidae, and lacertiform species of Teiidae and Alopoglossidae. We found differences in the development time in somites and limbs. With respect to lacertiform species, there is an accelerated development of somites in serpentiform gymnophthalmids, which is involved in body elongation. Besides, hypomorphosis is the heterochronic perturbation involved in limb reduction. Therefore, there are differences in the development time of different structures, which are related to the evolution of body plans in Gymnophthalmoidea.

Key words: Body elongation; Heterochrony; Limb development; Gymnophthalmidae; Somites.

RESUMEN

Los lagartos del clado Gymnophthalmoidea se encuentran distribuidos en zonas bajas y altas de los Andes de América. Este clado presenta especies con diferentes planes corporales, desde lacertiformes con cuerpo robusto y extremidades bien desarrolladas, a especies serpentiformes con cuerpos elongados y extremidades reducidas a ausentes. Entre estos dos extremos, encontramos especies con formas intermedias como *Anadia bogotensis* que exhibe un cuerpo menos elongado y extremidades pentadáctilas. En este trabajo, describimos el desarrollo embrionario de la lagartija altoandina *Anadia bogotensis*, y lo comparamos dentro del clado Gymnophthalmoidea con especies serpentiformes de Gymnophthalmidae, y especies lacertiformes de Teiidae y Alopoglossidae. Estas especies presentan diferencias en el desarrollo de somitas y las extremidades. Respecto a especies lacertiformes, la aceleración es responsable de un mayor número de somitas y el alargamiento corporal, y la hipomorfosis de la reducción y pérdida de las extremidades en las especies serpentiformes de Gymnophthalmidae. Por lo tanto, cambios heterocronicos están involucrados en la evolución del plan corporal en Gymnophthalmoidea. Se necesitan información del desarrollo de una mayor cantidad de especies en este clado, para ampliar esta hipótesis.

Palabras clave: Alargamiento corporal; Desarrollo de extremidades; Gymnophthalmidae; Heterocronías; Somitas.

Introducción

Los cambios más conspicuos entre formas lacertiformes y serpentiformes en Squamata se concentran en

la miniaturización del cráneo, la elongación y reducción de volumen corporal y la reducción y pérdida

de extremidades (Presch, 1975; Gans, 1975; Lande, 1978; Griffith, 1990; Greer, 1991; Wiens y Slingluff, 2001; Grizante *et al.*, 2012). Brandley *et al.* (2008) con base en datos morfométricos encontraron que el alargamiento corporal y la reducción de extremidades son rasgos morfológicos que evolucionan juntos en la transición de formas lacertiformes a serpentiformes; y que las formas intermedias, entre estos dos extremos, han permanecido en la naturaleza por largos periodos en la historia evolutiva de los Squamata.

Un grupo en el cual se pueden analizar estas variaciones es el clado Gymnophthalmidae, conformado por Alopoglossidae, Teiidae y Gymnophthalmidae (Goicoechea *et al.*, 2016). En Gymnophthalmidae, Pellegrino *et al.* (2001) determinaron que existe alargamiento corporal cuando el número de vértebras es mayor a 27, una condición del plan corporal serpentiforme, que evolucionó independientemente cinco veces en esta familia. Además, resaltan la existencia de géneros como *Anadia*, *Euspondylus* y *Proctoporus* que presentan de 27 a 29 vértebras, indicando la existencia de formas intermedias. Posteriormente, Grizante *et al.* (2012) con base en datos morfométricos establecieron que el alargamiento corporal es una característica de Gymnophthalmidae y Alopoglossidae, categorizando las especies en formas menos elongadas y más elongadas. Finalmente, en Gymnophthalmoidea existen especies lacertiformes con 25 a 26 vértebras, y por lo tanto se considera que no presentan alargamiento corporal, y sus extremidades son robustas y generalmente pentadáctilas, como *Aspidoscelis* en Teiidae (Hoffstetter y Gasc, 1969; Veronese y Krause, 1997).

El desarrollo embrionario es una fase crítica para lagartos altoandinos como *Anadia bogotensis*, que se distribuye entre los 2000 a 4000 m s.n.m en el altiplano Cundiboyacense de Colombia (Jerez y Calderón-Espinosa, 2014). Las hembras de esta especie depositan solo dos huevos en nidos comunales (Clavijo y Fajardo, 1981, Medina-Rangel, 2013) y los embriones se desarrollan en condiciones extremas. En el caso del ecosistema de páramo se ha registrado que los nidos están expuestos a condiciones fluctuantes de temperaturas (0 °C a 30 °C), un amplio rango de humedad (1,9 a 48,4%) y alta radiación solar (Calderón-Espinosa *et al.*, 2018). Estos son factores que no solo pueden llegar a ser determinantes para el completo desarrollo de los embriones, sino que también imponen presiones selectivas que influyen las características fenotípicas importantes para

la sobrevivencia durante la vida postnatal (Warner y Andrews, 2002). Sin embargo, en el neotrópico los estudios sobre el desarrollo de especies altoandinas son inexistentes, a pesar de que pocas habitan en los ambientes paramunos del altiplano Cundiboyacense, como es el caso de *A. bogotensis*, *Riama striata*, *Stenocercus trachycephalus*, *Anolis heterodermus* y *Atractus crassicaudatus* (Castaño *et al.*, 2000; Paternina y Capera-M, 2017; Méndez-Galeano y Pinto-Erazo, 2018).

Existen alrededor de 6512 especies de lagartos en el mundo (Uetz *et al.*, 2018) pero las descripciones sobre los estados de desarrollo aún no son abundantes, como destacan Fabrezi *et al.* (2017). Tal es el caso de la familia Gymnophthalmidae, que solo cuenta con la descripción de los lagartos serpentiformes *Nothobachia ablephara* y *Calyptommatus sinebrachiatus* (Roscito y Rodrigues, 2012 a). Por lo tanto, en este trabajo describimos el desarrollo embrionario del gimnoftálmido altoandino *Anadia bogotensis*, una forma intermedia y menos elongada, y lo comparamos con especies serpentiformes en Gymnophthalmidae y especies lacertiformes de Teiidae y Alopoglossidae. Esto con el fin de comparar el desarrollo de las características relacionadas con las transformaciones del plan corporal y discutir las heterocronías implicadas en su evolución, dentro del clado Gymnophthalmoidea.

Materiales y métodos

Los nidos de *Anadia bogotensis* fueron encontrados en la vereda Las Moyas, municipio de La Calera (Departamento de Cundinamarca, Colombia), a 3100 m s.n.m sobre la vertiente occidental de la Cordillera Oriental de los Andes en Colombia. Los nidos comunales variaron entre dos a 56 huevos, encontrándose bajo rocas, inmersos en tierra húmeda y cáscaras en descomposición de anteriores nidadas. Los embriones no fueron incubados y se fijaron en formol al 10% y conservados en alcohol etílico al 70%. El tiempo de incubación para esta especie es de 180 a 210 días (Clavijo y Fajardo, 1981).

En total se incluyeron 55 embriones, que se clasificaron en 14 estados con base en características de la morfología externa. Con fines comparativos se usaron los caracteres propuestos por Werneburg (2009) para análisis comparados de embriones en vertebrados. Para identificar patrones heterocrónicos en el clado Gymnophthalmoidea (Goicoechea *et al.*, 2016) se eligieron de los caracteres propuestos

por Wenerburg (2009) solo las somitas y las extremidades, ya que son características observables durante el desarrollo embrionario y significativas en la evolución del plan corporal en Squamata. Para esto se compararon los cambios observados en *Anadia bogotensis* con otras especies de Gymnophthalmidae, Alopoglossidae y Teiidae (Goicoechea *et al.*, 2016), y se consideraron los tiempos de desarrollo con base en Billy (1988), Roscito y Rodrigues (2012a) y Lungman *et al.* (2019).

Para determinar las variaciones se establecieron características para tres planes corporales, con base en Pellegrino *et al.* (2001) y Grizante *et al.* (2012) para gimnofthalmidos: a) Lacertiforme: tronco y extremidades robustas, sin alargamiento corporal y con 26 vértebras presacras; en este análisis se incluyeron el alopoglossido *Ptychoglossus bicolor* y los teíidos *Aspidoscelis uniparens* y *Salvator merianae* (Billy, 1988; Veronese y Krause, 1997; Lungman *et al.*, 2019; Jerez, obs. pers.). b) Intermedio: tronco y extremidades menos robustas, menos elongadas, con 27 a 29 vértebras presacras, como se observa en *Anadia bogotensis* (Jerez, obs. pers.). c) Serpentiniforme: troncos delgados, reducción y pérdida de extremidades, muy elongadas contando con más de 30 vértebras presacras, como se observa en *Nothobachia ablephara* y *Calyptommatus sinebrachiatus* (Roscito y Rodrigues, 2012a; Grizante *et al.*, 2012).

Resultados

Se describen las características de los embriones de *Anadia bogotensis* desde el momento de la ovoposición, estado 1, hasta que el embrión exhibe características similares al neonato, estado 14. Por lo tanto, para cada estado se incluyeron características de la morfología externa, iniciando con la región cefálica con el desarrollo del mesencéfalo, los órganos sensoriales y los arcos faríngeos; siguiendo con la región troncal con el desarrollo de las somitas, las extremidades y los órganos genitales; y finalizando con la región caudal con el desarrollo de la cola. También, se adicionaron características del tegumento como el desarrollo de las escamas y la pigmentación. La talla promedio de los neonatos fue de 23,36 mm longitud hocico-cloaca (n=11).

Estado 1 (Fig. 1A)

Cabeza: flexión cervical de 90°. El mesencéfalo se proyecta dorsalmente.

Ojo: se insinúa la vesícula óptica.

Arcos faríngeos: los esbozos del primer y segundo arco faríngeo están presentes; estos corresponden al proceso mandibular y el arco hioideo, respectivamente.

Somitas: 10 a 15 pares.

Cola: el esbozo de la cola es corto y no presenta somitas.

Estado 2 (Fig. 1B)

Cabeza: el mesencéfalo es prominente.

Ojo: el ojo es grande y exhibe el contorno de la vesícula del cristalino en la región central de la vesícula óptica. Se observa la fisura coroidea casi cerrada. Se destaca una leve pigmentación en la región medial del ojo.

Oído: la plácoda ótica es grande y se ubica hacia la región lateral del cuello del embrión.

Nariz: la plácoda nasal se evidencia como un pequeño orificio en la región nasal del embrión.

Arcos faríngeos: se observan cuatro arcos y las tres primeras hendiduras faríngeas. El primer arco faríngeo está constituido por el proceso maxilar dorsalmente, y el proceso mandibular ventralmente. El proceso maxilar se extiende anteriormente, a nivel del borde anterior de la vesícula del cristalino; mientras que el proceso mandibular se extiende a nivel del borde posterior de la vesícula del cristalino.

Somitas: 30-35 pares.

Extremidades: se observa el esbozo de la extremidad anterior y posterior, cada uno de los cuales es tan alto como ancho.

Cola: es prominente, se curva una vez y se visualizan las somitas.

Estado 3 (Fig. 1C)

Ojo: la fisura coroidea está cerrada.

Arcos faríngeos: solo se observan tres arcos faríngeos, y solo la primera hendidura faríngea permanece abierta. El proceso maxilar se extiende anteriormente a nivel del borde anterior del ojo, mientras que el proceso mandibular no presenta cambios.

Somitas: 35 a 40 pares.

Extremidades: los esbozos de las extremidades son más largos que anchos.

Cola: presenta dos vueltas.

Estado 4 (Fig. 1D)

Ojo: completamente pigmentado, y se delimita una región concéntrica más oscura, que corresponde al iris con la pupila en el centro de la vesícula óptica.

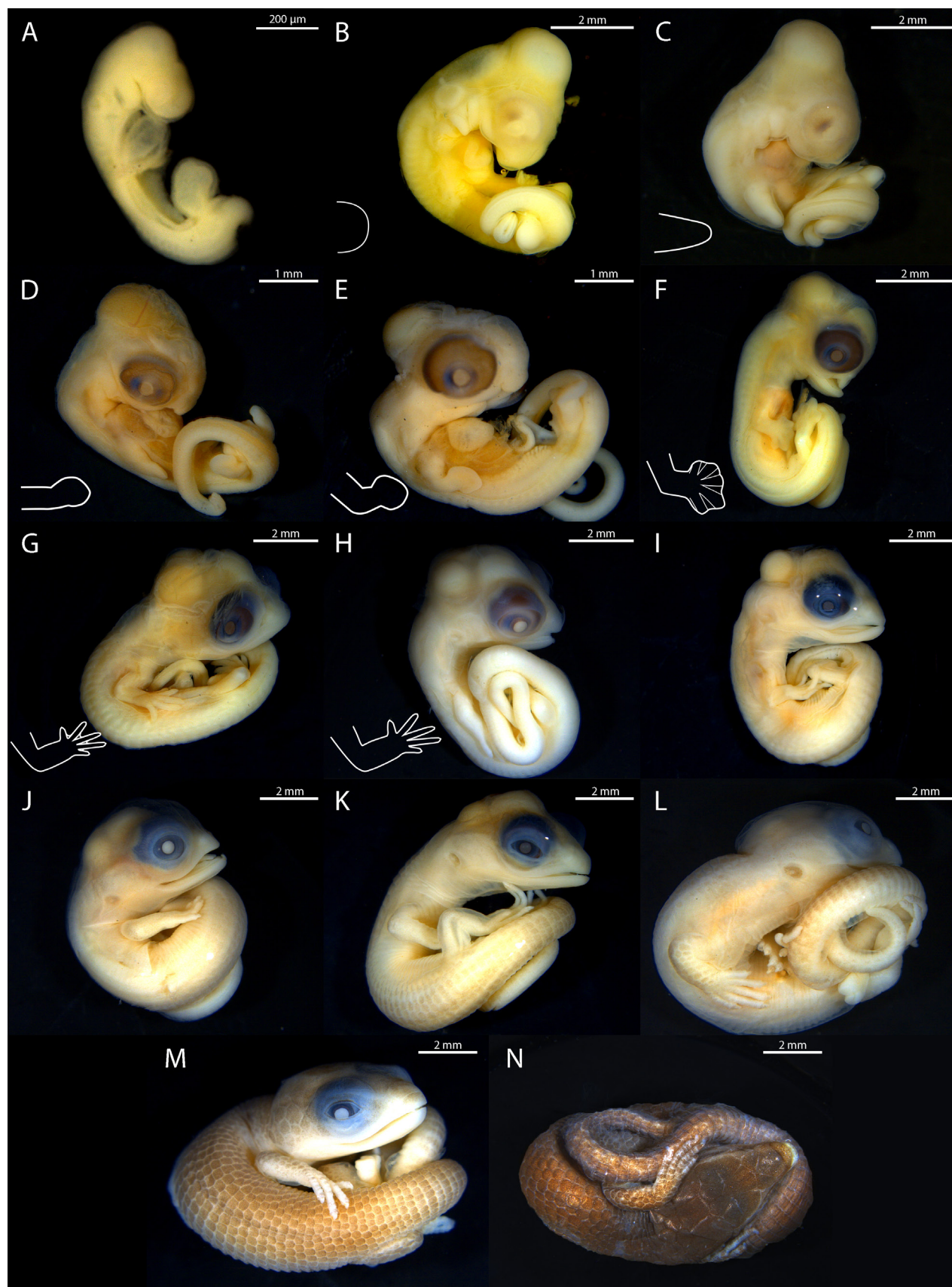


Figura 1. Estados de desarrollo en *Anadia bogotensis*, desde la ovoposición en el estado 1 (A), hasta antes del nacimiento en el estado 14 (N). En los estados 2 (B) al estado 8 (H) se destacan los cambios en el desarrollo de las extremidades.

Arcos faríngeos: la primera hendidura faríngea casi cerrada.

Extremidades: en cada esbozo se empieza a delimitar el estilopodio y el zeugopodio. Distalmente, el autopodio se ensancha destacando la condición de forma de remo del esbozo.

Papila urogenital: se observa una papila pequeña ubicada medial y ventralmente, en la base de los esbozos de la extremidad posterior.

Estado 5 (Fig. 1E)

Arcos faríngeos: todas las hendiduras faríngeas cerradas y no se observan arcos faríngeos, salvo por los derivados del primer arco. El extremo del proceso maxilar alcanza la prominencia frontonasal; mientras que el proceso mandibular se extiende anteriormente, a la altura del borde anterior de la pupila.

Extremidades: se hace evidente la flexión a nivel del codo y la rodilla, delimitándose claramente el estilopodio y el zeugopodio. El autopodio se ensancha y deprime formando la placa digital.

Estado 6 (Fig. 1F)

Ojo: se observan las papilas esclerales.

Arcos faríngeos: el extremo distal de cada uno de los procesos mandibulares se extiende anteriormente, y se encuentran entre sí, medialmente.

Extremidades: la placa digital exhibe cinco crestas digitales y presenta el borde anterior serrado.

Estado 7 (Fig. 1G)

Ojo: no se observan las papilas esclerales.

Arcos faríngeos: el proceso maxilar se fusiona con el proceso frontonasal. El proceso mandibular se desarrolla hasta el punto de cierre con la mandíbula superior.

Extremidades: los dedos se observan independientes y solo se conserva la membrana interdigital en la región basal. Las garras empiezan a diferenciarse.

Región urogenital: se observa el esbozo de los hemipenes.

Escamas: se empiezan a diferenciar las escamas en la región dorsal del tronco, incluyendo la cola.

Estado 8 (Fig. 1H)

Ojo: dorsalmente se cubre de tegumento, y ventralmente se empieza a diferenciar el párpado inferior como un engrosamiento de tegumento.

Extremidad: los dedos se encuentran totalmen-

te libres entre sí, desaparece totalmente la membrana interdigital.

Cola: es robusta y muy larga.

Estado 9 (Fig. 1I)

Ojo: se encuentra cubierto de tegumento, y el párpado inferior continúa desarrollándose, pero no alcanza aún la región del iris.

Extremidades: dedos con garras completamente diferenciadas.

Escamas: se empiezan a diferenciar las escamas en la región ventral del tronco.

Estado 10 (Fig. 1J)

Cabeza: se alarga posteriormente y el mesencéfalo ya no sobresale notablemente.

Ojo: el párpado inferior cubre el ojo hasta el borde inferior del iris.

Escamas: se diferencian las escamas en el hocico, la gula, los dedos y la cola.

Estado 11 (Fig. 1K)

Ojo: el párpado inferior cubre el ojo hasta el borde inferior de la pupila.

Escamas: todo el cuerpo con escamas diferenciadas, pero con pigmentación solo en la región dorsal del cuerpo.

Estado 12 (Fig. 1L)

Escamas: aumenta la pigmentación en la región dorsal y se extiende hacia las regiones laterales del tronco. Se observa pigmentación en la región dorsal de la cabeza.

Estado 13 (Fig. 1M)

Ojo: el párpado inferior alcanza a cubrir la región ventral de la pupila.

Oído: la membrana timpánica es evidente.

Escamas: la pigmentación es uniforme en las escamas de la región dorsal del tronco, y se incrementa en la región dorsal y lateral de la cabeza.

Estado 14 (Fig. 1N)

Cabeza: desaparece completamente el abultamiento de la región parietal y occipital de la cabeza y se observa uniforme.

Ojo: el párpado inferior cubre casi completamente el ojo.

Escamas: todas las escamas del cuerpo completamente diferenciadas y con la coloración similar a la del adulto.

Discusión

Anadia bogotensis es una especie altoandina con actividad reproductiva continua, nidos comunales, una postura constituida por dos huevos y un desarrollo embrionario entre 180 a 210 días (Clavijo y Fajardo, 1981; Jerez y Calderón-Espinosa, 2014). En escamados, la temperatura y la humedad en la cual se desarrollan los embriones afecta el fenotipo de los neonatos (Andrews, 2000; Brown y Shine, 2004). A pesar de las condiciones extremas del subpáramo y páramo en las cuales se desarrollan los embriones de *A. bogotensis* presentaron un desarrollo normal, es decir, no se encontraron embriones, ni neonatos con deformaciones. Por otro lado, se han reportado en los mismos sitios de nidación, huevos en descomposición, afectados por hongos, deshidratados y atacados por hormigas (Clavijo y Fajardo, 1981; Medina-Rangel, 2013; Calderón-Espinosa *et al.*, 2018).

Algunos clados ovíparos de Lepidosauria presentan un desarrollo embrionario entre 100 a 460 días (*Sphenodon*, *Furcifer*, *Chamaeleo*, *Trachylepis*, *Varanus*, Saint-Girons, 1985; Fleming, 1994). Sin embargo, a diferencia de las especies de estos géneros, *A. bogotensis* exhibe distribución altoandina a paramuna (2200 a 4000 m s.n.m), y los embriones se desarrollan bajo condiciones ambientales fluctuantes y extremas de temperatura y humedad, junto con una alta radiación (Calderón-Espinosa *et al.*, 2018). Además, en las especies ovíparas de escamados se ha encontrado que las temperaturas bajas aumentan el tiempo total de incubación (Qualls y Andrews, 1999; Parker y Andrews, 2007). Por lo tanto, estos factores ambientales podrían estar implicados en un periodo de incubación que se extiende entre 180 a 210 días en *A. bogotensis* (Clavijo y Fajardo, 1981), ya que es mayor respecto a otras especies de gimnoftálmidos hasta hoy conocidos que habitan en tierras bajas, como *N. ablephara* y *C. sinebrachiatus*, cuyo periodo de incubación es de 45 días (Rosquito y Rodrigues, 2012a).

Adicionalmente, *A. bogotensis* no presenta retención embrionaria, y probablemente tampoco diapausa embrionaria, ya que el embrión es depositado cuando está finalizando la neurulación (estado 1). Condición que comparte con *Ptychoglossus bicolor*, *A. uniparens*, *S. merianae*, *N. ablephara* y *C. sinebrachiatus* que habitan principalmente en tierra bajas en el neotrópico (Billy, 1988; Rosquito y Rodrigues, 2012a; Lungman *et al.*, 2019; Jerez, obs. pers). En este

sentido, a pesar de que *A. bogotensis* alcanza a distribuirse sobre los 4000 m, no exhibe estrategias como la retención embrionaria relacionada con una mayor sobrevivencia de los embriones en climas fríos, y que ha sido asociada a la evolución de la viviparidad en escamados (Qualls y Andrews 1999, Andrews, 2000). Foster *et al.*, (2020) encontraron que existen factores fisiológicos como la adecuación del útero, el intercambio gaseoso y la respuesta inmune que varían entre poblaciones ovíparas y vivíparas, los cuales dependen de la expresión génica diferencial durante el ciclo reproductivo de las hembras y están asociadas a la evolución de la viviparidad. Por lo tanto, en un clado como Gymnophthalmoidea donde no ha evolucionado la viviparidad (Vitt y Caldwell, 2009), y considerando su condición de ectotermos, deben existir factores fisiológicos para que las especies mantengan las características de su modo reproductivo ovíparo y para que los embriones sobrevivan en estos ambientes. Factores que aún no conocemos y que son fundamentales para el diseño de estrategias de conservación.

Respecto a lagartos lacertiformes, Rieppel (1984) estableció cambios morfológicos del cráneo en varias especies ápodas, en un escenario donde la miniaturización y la fosorialidad orientaron dichos cambios. En el caso de los gimnoftálmidos, las especies serpentiformes fosoriales y semifosoriales exhiben cabezas más pequeñas, variaciones craneales, y cambios asociados con los órganos de los sentidos, como pérdida del párpado y del tímpano (Pellegrino *et al.*, 2001; Tarazona y Ramírez-Pinilla, 2008; Barros *et al.*, 2011; Rosquito y Rodrigues, 2010, 2012 b; Holovacs *et al.*, 2019). En formas intermedias como *Anadia bogotensis* no se observan reducciones en la región cefálica durante el desarrollo (Fig. 1). En general, *A. bogotensis*, *P. bicolor*, *A. uniparens*, y *S. merianae* desarrollan completamente la región facial asociada al primer arco branquial, y exhiben los mismos cambios en los ojos y el oído, aunque presentan leves diferencias en los tiempos de desarrollo, que no derivan en transformaciones evidentes (Tabla 1). Sin embargo, en *C. sinebrachiatus* el ojo se reduce de tamaño y junto con la abertura del oído son cubiertos por escamas en el último estado (12) antes del nacimiento (Rosquito y Rodrigues, 2012 a); cambios que probablemente también ocurren en *N. ablephara* hacia el final del desarrollo embrionario. Siendo estas transformaciones las más evidentes en la región cefálica, y que han sido asociado con hábitos fosoriales en gimnoftálmidos serpentiformes

Tabla 1. Desarrollo de características asociadas a la cabeza como la región facial, los ojos y el oído en diferentes especies del clado Gymnophthamoidea. E: estado de desarrollo; D: días después de la ovoposición; H: horas después de la ovoposición; (?): sin información de tiempo y/o estado de desarrollo.

Especies Eventos	<i>Ptychoglossus bicolor</i>	<i>Aspidoscelis uniparens</i>	<i>Salvator merianae</i>	<i>Anadia bogotensis</i>	<i>Nothobachia ablephara</i>	<i>Calyptommatius sinebrachiatus</i>
Primer arco faríngeo formado	E1/1D	E3/20H	E3/3D	E1/1D	E1/2-4D	E1/2-3D
Fusión de los procesos maxilar y nasal	E10/D(?)	ED(?)	ED(?)	E7/D(?)	E4/14D	E7/15-17D
Proceso mandibular completo, cerrando con la mandíbula superior	E12/D(?)	E13/23D	E10/15D	E7/D(?)	E6/18-20D	E9/20D
Aparición vesícula óptica	E1/1D	E2/4H	E3/3D	E13/D(?)	E1/2-4D	E1/2-4D
Fisura coroidea cerrada	E7/D(?)	E10/2D	E6 (6D)	E3/D(?)	E2/6-8D	E3/5D
Párpados completos	E18/D(?)	E17/70D	E17 (45D)	E14/D(?)	ED(?)	E11/26-34D
El ojo se reduce y es cubierto por una escama					ED(?)	E12/45D
Papilas esclerales	E11/D(?)			E6/D(?)		
Vesícula óptica evidente	E1/1D	E3/20H	E3/20H	E2/D(?)	E1/2-4D	E1/2-3D
Membrana timpánica diferenciada	E18/D(?)	E15/46D	E15/33D	E13/D(?)	ED(?)	E12/45D
Tímpano cubierto por una escama					ED(?)	E12/45D
Fuente	Este trabajo	Billy (1988)	Lungman <i>et al.</i> (2019)	Este trabajo	Roscito y Rodrigues (2012a)	Roscito y Rodrigues (2012a)

(Pellegrino *et al.*, 2001; Roscito y Rodrigues, 2012 a).

Las papilas esclerales fueron observadas en los embriones de *A. bogotensis* y *P. bicolor* (Tabla 1). Estas estructuras son indispensables para desarrollar los osículos y anillos esclerales (Hall, 2015), los cuales se observan en el esqueleto de embriones avanzados de *A. bogotensis* y *P. bicolor* (Jerez, obs. pers.). Los anillos esclerales han sido registrados para *Aspidoscelis* y otros teiidos y gimnoftálmidos por Atkins y Franz-Odenaal (2016). Estos mismos autores encuentran que en Squamata los anillos esclerales son más pequeños en especies fotópicas y fosoriales, respecto a especies escotópicas y no fosoriales. Por lo tanto, la ausencia de las papilas y anillos esclerales en las especies serpentiformes y fosoriales *C. sinebrachiatus* y *N. ablephara* apoya este patrón (Roscito y Rodrigues, 2012a, b), y desde estados embrionarios se evidencia que estas estructuras no se desarrollan, respecto a especies lacertiformes y formas intermedias como *A. bogotensis*.

La evolución del plan corporal lacertiforme y serpentiformes en Squamata está relacionada con transformaciones evidentes en el tronco, entre las cuales se encuentran el alargamiento corporal con el aumento de las vértebras presacras (Gans, 1975; Griffith, 1990; Wiens y Slingluff, 2001; Greer y Wadsworth, 2003), y cuya diferenciación depende

del desarrollo de somitas durante la embriogénesis. Al momento de la ovoposición, especies intermedias (menos elongadas) como *A. bogotensis* y las especies lacertiformes (no elongadas) *A. uniparens*, *S. merianae* y *P. bicolor* presentan entre 9 y 16 pares de somitas (Fig. 2, Billy, 1988; Lungman *et al.*, 2019; Jerez, obs. pers.). Mientras que las especies serpentiformes (más elongadas) como *C. sinebrachiatus* y *N. ablephara* presentan 36 y 46 pares de somitas, respectivamente (Fig. 2, Roscito y Rodrigues, 2012 a). Indicando que al final de la neurulación e inicio de la organogénesis, las formas lacertiformes e intermedias presentan un bajo número de somitas, respecto a las especies serpentiformes. Esto corresponde al patrón observado en vertebrados, donde el alargamiento corporal en tetrápodos está relacionado con un mayor número de somitas, y a un fenómeno de aceleración durante la somitogénesis (Singarete *et al.*, 2015). Además, en Squamata se asocia con la diferenciación de un mayor número de vértebras en especies serpentiformes, respecto a especies lacertiformes (Stokely, 1947; Hoffstetter y Gasc, 1969; Presch, 1975; Greer, 1987, 1991; Choquenot y Greer, 1989; Caputo *et al.*, 1995; Wiens y Slingluff, 2001; Greer y Wadsworth, 2003).

Werneburg (2009) establece un rango máximo de pares de somitas entre 46 a 50 pares en la

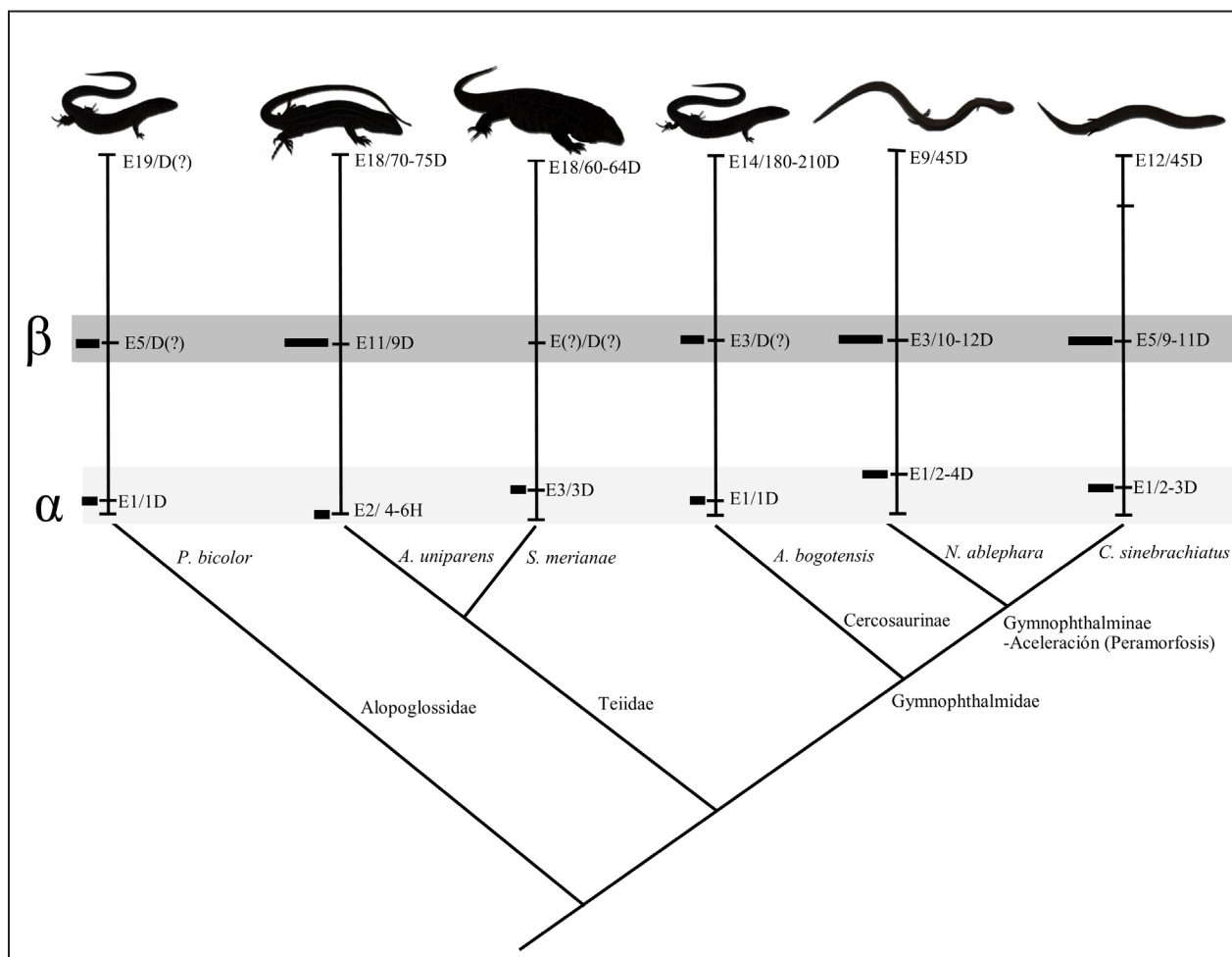


Figura 2. Desarrollo de somitas, plan corporal, estados y tiempo total de desarrollo en especies de las familias Alopoglossidae, Teiidae y Gymnophthalmidae (Goicoechea *et al.*, 2016). En el momento de la ovoposición al inicio del desarrollo (α), las barras cortas representan el rango de somitas entre 9 y 16 pares en *P. bicolor*, *A. uniparens*, *S. merianae* y *A. bogotensis*; las barras medianas representan rango mayor, de 36 a 46 pares de somitas, en *C. sinebrachiatus* y *N. ablephara*. Cuando se completa el desarrollo de las somitas (β), las barras medianas representan el rango de somitas entre 35 a 40 pares, mientras que las barras más largas representan un rango de 52 y 53 pares. La información se obtuvo con base en Billy (1988), Roscito y Rodrigues (2012a), Lungman *et al.* (2019) y Jerez (obs. pers.). E: estado de desarrollo; D: días después de la ovoposición; H: horas después de la ovoposición; (?): sin información de tiempo y/o estado de desarrollo.

región precaudal de los vertebrados. *A. bogotensis* y *P. bicolor* exhiben 35 y 40 pares de somitas, pero *N. ablephara* y *C. sinebrachiatus* presentan 52 y 53 (Fig. 2, Roscito y Rodrigues, 2012a). No obstante, Billy (1988) observó en *A. uniparens* entre 56 a 62 pares de somitas, número que probablemente incluye las somitas de la cola, ya que no se ajusta al número máximo de pares de somitas observado en otras especies de lagartos lacertiformes, como *Anolis* (32) y *Zootoca vivipara* (50) (Dufaure y Hubert, 1961; Sanger *et al.*, 2008). Entonces, dentro de Gymnophthalmidae y Alopoglossidae el número de somitas de especies menos elongadas y lacertiformes como *A. bogotensis* y *P. bicolor*, es mucho menor que las especies serpentiformes durante todo el desarrollo.

Por lo tanto, respecto a *A. bogotensis*, el número de somitas es notablemente mayor en las especies serpentiformes de Gymnophthalmidae, destacando la aceleración (Peramorfosis, Reilly *et al.*, 1997) como la perturbación heterocrónica relacionada con este aumento de somitas, como se observa en Gymnophthalminae (Fig. 2).

Grizante *et al.* (2012) encontraron que en Gymnophthalmidae evolucionó conjuntamente el aumento de la longitud del tronco, la reducción de volumen corporal y la reducción y pérdida de extremidades. La relación entre el alargamiento y la reducción de volumen corporal fue un patrón registrado por Gans (1975) para Squamata, en especies serpentiformes. Las formas intermedias

como *A. bogotensis* son menos elongadas y solo exhiben una aparente reducción del diámetro y volumen del tronco, a pesar de que exhibe entre 27 a 29 vértebras presacras (Jerez, obs. pers.). Para Grizante *et al.* (2012) las especies con mayor alargamiento corporal son delgadas, y corresponden a especies que presentan mayor número de vértebras, indicando que la reducción de volumen evoluciona conjuntamente con un alto número de somitas en Gymnophthalmidae.

Anadia bogotensis es una especie pentadáctila, condición compartida con *P. bicolor*, *A. uniparens* y *S. merianae* (Billy, 1988; Lungman *et al.*, 2019; Jerez, obs. pers.); mientras que las otras dos especies exhiben extremidades muy cortas, pero varían en su morfología, *N. ablephara* exhibe un dedo en la extremidad anterior y dos dedos en la extremidad posterior, y *C. sinebrachiatus* no exhibe extremidad anterior y la posterior presenta un solo dedo (Roscito y Rodrigues, 2012a, b). Estas diferencias entre especies pentadáctilas y especies con reducciones se

destacan desde el desarrollo, ya que en general estas especies empiezan a desarrollar las extremidades entre los estados 1 al 4, que corresponden al segundo y cuarto día después de la ovoposición y probablemente así sea para *A. bogotensis* y *P. bicolor*. Sin embargo, se destaca el momento en el que terminan de desarrollarlas, *P. bicolor*, *A. uniparens* y *S. merianae* completan el desarrollo de la extremidad hacia el estado 13 y 14, día 27 después de la ovoposición en las dos últimas especies (Fig. 3); mientras que en *A. bogotensis*, *N. ablephara* y *C. sinebrachiatus* ocurre en los estados 9 al 11 (Fig. 3), hacia los días 23 y 24 en las dos últimas especies, que además exhiben grandes reducciones en las extremidades.

Respecto a las especies pentadáctilas, el desarrollo de la extremidad termina más tempranamente en las especies serpentiformes, con reducciones drásticas como se representan en la figura 3; siendo, la hipomorfosis (Paedomorfosis) la perturbación heterocrónica relacionada con la reducción en las extremidades. Por lo tanto, en Gymnophthalmidae

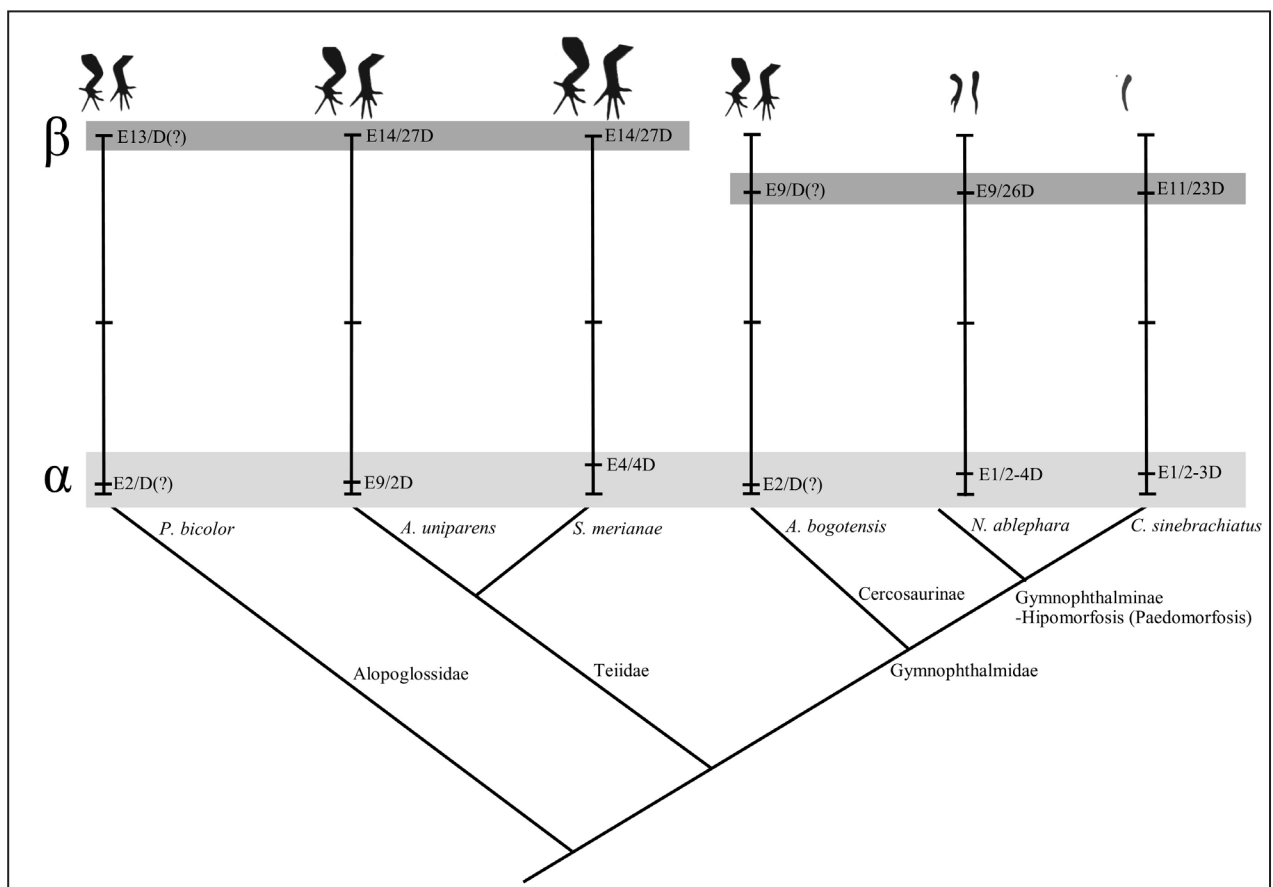


Figura 3. Desarrollo y momentos de aparición de la extremidad anterior y posterior en especies de las familias Alopoglossidae, Teiidae y Gymnophthalmidae (Goicoechea *et al.*, 2016). Los eventos del desarrollo se obtuvieron de Billy (1988), Roscito y Rodrigues (2012a), Lungman *et al.* (2019) y Jerez (obs. pers.). E: estado de desarrollo; D: días después de la ovoposición; H: horas después de la ovoposición; (?): sin información de tiempo y/o estado de desarrollo.

un desarrollo truncado de las extremidades (hipomorfosis según Reilly *et al.*, 1997) se reconoce como el mecanismo involucrado en la reducción de las extremidades en este grupo (Fig. 3). Las cuales incluyen reducción de tamaño de toda la extremidad, reducción del número de dedos, hasta la pérdida de toda la extremidad como se observa en Gymnophthalminae (Fig. 3).

En los vertebrados, la expresión de *Sonic hedgehog* (*Shh*) durante el desarrollo de las extremidades es responsable de especificar el eje anteroposterior (zona de actividad polarizante), mantener la expresión de *FGF8* involucrada en la proliferación de la mesénquima y especificar el eje próximo-distal de los miembros (Gilbert, 2010). Shapiro *et al.* (2003) encontraron en *Hemiergis* (Scincidae), que respecto a especies pentadáctilas la reducción en la concentración de *Shh* está relacionada con la reducción y pérdida de las extremidades en especies serpentiiformes del mismo género. Si bien, no existen estos análisis en especies pentadáctilas como *A. bogotensis* en gimnofthalmidos, si se han realizado en especies serpentiiformes. Roscito *et al.* (2014) determinaron para *C. sinebrachiatus* que el esbozo de la extremidad anterior se desarrolla solo por 9 a 10 días, y cuando se detiene el desarrollo del esbozo no se detecta la expresión de *Sonic hedgehog*, mientras que, si se detectó en el esbozo de la extremidad posterior, hasta desarrollar una extremidad corta y reducida (Roscito y Rodrigues, 2012 b; Roscito *et al.*, 2014). Por lo tanto, es posible que Gymnophthalmidae comparta el mismo patrón de la expresión de *Sonic hedgehog* (*Shh*) descrito para *Hemiergis*, entre especies pentadáctilas y especies con reducciones.

En conclusión, las tablas de desarrollo ofrecen información para analizar la evolución de características particulares en los diferentes clados. Los embriones de *A. bogotensis* exhiben un desarrollo normal, a pesar de las condiciones ambientales extremas en las que habitan. Respecto a la evolución del plan corporal en Gymnophthalmoidea, al comparar el desarrollo de las somitas y las extremidades de *A. bogotensis* con otras especies, encontramos que respecto a especies lacertiiformes y serpentiiformes existen cambios heterocrónicos que involucran dos perturbaciones diferentes. Por un lado, la evolución del alargamiento corporal está relacionado con la aceleración en el desarrollo de las somitas (Peramorfosis), mientras que la reducción de extremidades se asocia con hipomorfosis (Paedomorfosis). Sin embargo, se necesitan descripciones de un mayor

número de especies con información de tiempos de incubación en este clado, para desarrollar con mayor soporte estas hipótesis.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Laboratorio de Equipos Ópticos Compartidos (LEOC) del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Este estudio fue financiado por el Programa Nacional de Semilleros de Investigación, Creación e Innovación, 2013-2015, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. A Itza Hinumaru Torres y Juan C. Ríos-Orjuela por la digitalización de las figuras. Al editor y a los revisores anónimos por sus valiosas observaciones y sugerencias.

Literatura citada

- Andrews, R.M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology* 250: 243-253.
- Atkins, J.B. & Franz-Odenaal, T.A. 2016. The sclerotic ring of squamates: an evo-devo-eco perspective. *Journal of Anatomy* 229: 503-513.
- Barros, F.C.; Herrel, A. & Kohlsdorf, T. 2011. Head shape evolution in Gymnophthalmidae: Does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2423-2433.
- Billy, A.J. 1988. Observations on the embryology of the unisexual lizard *Cnemidophorus uniparens* (Teiidae). *Journal of Zoology* 215: 55-81.
- Brandley, M.C.; Huelsenbeck, J.P. & Wiens, J.J. 2008. Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in Squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms. *Evolution* 62: 2042-2064.
- Brown, G.P. & Shine, R. 2004. Maternal nestsite choice and offspring fitness in a tropical snake (*Tropidonophis mairii*, Colubridae). *Ecology* 85: 1627-1634.
- Calderón-Espinosa, M.L.; Jerez, A. & Medina-Rangel, G.F. 2018. Living in the Extremes: The Thermal Ecology of Communal Nests of the Highland Andean Lizard *Anadia bogotensis* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Current Herpetology* 37: 158-171.
- Caputo, V.; Lanza, B. & Palmieri, R. 1995. Body elongation and limb reduction in the genus *Chalcides* Laurenti, 1768 (Squamata, Scincidae): a comparative study. *Tropical Zoology* 8: 95-152.
- Castaño, O.; Hernández, E. & Cárdenas, G. 2000. Reptiles: 612-616. En: Rangel-Ch, J.O. (ed.), Colombia Diversidad biótica III - La Región de vida paramuna de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Santafé de Bogotá, D.C.
- Choquenot, D. & Greer, A.E. 1989. Intrapopulational and Interspecific Variation in Digital Limb Bones and Presacral Vertebrae of the Genus *Hemiergis* (Lacertilia, Scincidae). *Journal of Herpetology* 23: 274-281.

- Clavijo, J.J. & Fajardo, A.P. 1981. Contribución al conocimiento de la biología de *Anadia bogotensis* (Peters) (Sauria, Teiidae). Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.
- Dufaure, J.P. & Hubert, J. 1961. Table de developpment de lezard vivipare: *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* Jacquin. *Archives D'Anatomie Microscopique et de Morphologie Experimentale* 50: 309-328.
- Fabrezi, M.; Quinzio S. I.; Cruz, J.C.; Chuliver-Pereyra, M.; Manzano, A.; Abdala, V.; Ponssa, M.L.; Prieto, Y. & Goldberg, J. 2017. Forma, tamaño y tiempo en la ontogenia de Anfibios y Reptiles. *Cuadernos de herpetología* 31: 103-126
- Fleming, A.F. 1994. Male and female reproductive cycles of the viviparous lizard *Mabuya capensis* (Sauria: Scincidae) from South Africa. *Journal of Herpetology* 28: 334-341.
- Foster, Ch. S. P.; Thompson, M.B.; Van Dyke, J.U.; Brandley, M.C.; Whittington, C.M. 2020. Emergence of an evolutionary innovation: Gene expression differences associated with the transition between oviparity and viviparity. *Molecular Ecology* 2020: 1-13.
- Gans, C. 1975. Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries. *American Zoologist* 15: 455-467.
- Gilbert, S.F. 2010. Development of the tetrapod limb: 485-509. En: Gilbert, S.F. (ed.), *Developmental Biology*, Ninth Edition. Sinauer Associates, Inc, Massachusetts, USA.
- Goicoechea, N.; Frost, D.R.; De la Riva, I.; Pellegrino, K.C.M.; Sites, J.; Rodrigues, M.T. & Padial, J.M. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/ Gymnophthamoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* 32: 624-671.
- Greer A.E. 1987. Limb reduction in the genus *Lerista*. 1. Variation in the number of phalanges and presacral vertebrae. *Journal of Herpetology* 21: 267-276.
- Greer A.E. 1991. Limb reduction in Squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* 25: 166-173.
- Greer, A.E. & Wadsworth, L. 2003. Body shape in skinks: the relationship between relative snout-vent length. *Journal of Herpetology* 37: 554-559.
- Griffith, H. 1990. Miniaturization and elongation in *Eumeces* (Sauria: Scincidae). *Copeia* 1990: 751-758.
- Grizante, M.B.; Brandt, R. & Kohlsdorf, T. 2012. Evolution of body elongation in Gymnophthalmid Lizards: relationships with climate. *PLoS One* 7: e49772.
- Hall, B.K. 2015. Skulls, eyes and ears: condensations and tissue interactions: 349-366. En: Hall, B.K. (ed.), *Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Academic Press, Amsterdam and London.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles: 201-310. En: Gans, C. (ed.), *Biology of the Reptilia*. Volume 1. Morphology A. Academic Press, London and New York.
- Holovacs, N.T.; Daza, J.D.; Guerra, C.; Stanley, E.L. & Montero, R. 2019. You Can't Run, but You Can Hide: The Skeleton of the Sand-Swimmer Lizard *Calyptommatius leirolepis* (Squamata: Gymnophthalmidae). *The Anatomical Record* doi: 10.1002/ar.24246
- Jerez, A. & Calderón-Espinosa, M. 2014. *Anadia bogotensis* (Peters 1862) Lagartija Anadia de Bogotá: 30-35. En: Páez, V.P. (ed.), *Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia* Vol. 2, Núm. 1. Asociación Colombiana de Herpetología, Medellín, Colombia.
- Lande, R. 1978. Evolutionary mechanism of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.
- Lungman, J.L.; Molinero, M.N.; Simoncini, M.S. & Piña, C.L. 2019. Embryological development of *Salvator merianae* (Squamata: Teiidae). *Genesis* 57: e23280.
- Medina-Rangel, G.F. 2013. *Anadia bogotensis* (Bogotá *Anadia* lizard). Nesting. *Herpetological Review* 44: 312-313.
- Méndez-Galeano, M.A. & Pinto-Erazo, M.A. 2018. *Riama striata* (Peters 1863) Lagartija estriada: 61-67. En: Rivera-Correa, M. (ed.), *Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia* Vol. 4, Núm. 2. Asociación Colombiana de Herpetología, Antioquia, Colombia.
- Parker, S & Andrews, M.R. 2007. Incubation temperature and phenotypic traits of *Sceloporus undulatus*: Implications for the northern limits of distribution. *Oecologia* 151: 218-231.
- Paternina, R.F. & Capera-M, V.H. 2017. *Atractus crassicaudatus* (Duméril, Bibron y Duméril 1854) Serpiente sabanera: 7-13. En: Rivera-Correa, M. (ed.), *Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia* Vol. 3, Núm. 2. Asociación Colombiana de Herpetología, Medellín, Colombia.
- Pellegrino, K.C.M.; Rodrigues, M.T.; Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J.W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 315-338.
- Presch, W. 1975. The evolution of limb reduction in Teiid lizard genus *Bachia*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 74: 113-121.
- Qualls, F.J. & Andrews R.M. 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 67: 353-376.
- Reilly, S.M.; Wiley, E.O. & Meinhardt, D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119-143.
- Rieppel, O. 1984. Miniaturization of the lizard skull: its functional and evolutionary implications. *Symposia of the Zoological Society of London* 52: 503-520.
- Roscito, J.G. & Rodrigues, M.T. 2010. Comparative Cranial Osteology of Fossorial Lizards from the Tribe Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* 271: 1352-1365.
- Roscito, J.G. & Rodrigues, M.T. 2012 a. Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatius sinebrachiatus*. *Zoology* 115: 302-318.
- Roscito, J.G. & Rodrigues, M.T. 2012 b. Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatius sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology* 115: 289-301.
- Roscito, J.G.; Nunes, P.M. & Rodrigues, M.T. 2014. Digit evolution in gymnophthalmid lizards. *The International Journal of Developmental Biology* 58: 895-908.
- Saint-Girons, H. 1985. Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables: 35-58. En: Gans, C. & Billett, F. (eds.), *Biology of the Reptilia*. John Wiley & Sons, New York.
- Sanger, T.J.; Losos, J.B. & Gibson-Brown, J.J. 2008. A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development and ecology. *Journal of Morphology* 269: 129-137.

- Shapiro, M.D.; Hanken, J. & Rosenthal, N. 2003. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 297B: 48-56.
- Singarete, M.E.; Grizante, M.B.; Milograna, S.R.; Nery, M.F.; Kin, K.; Wagner, G.P. & Kohlsdorf, T. 2015. Molecular evolution of HoxA13 and the multiple origins of limbless morphologies in amphibians and reptiles. *Genetics and Molecular Biology* 38: 255-262.
- Stokely, P.S. 1947. Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. *The American Midland Naturalist Journal* 38: 725-754.
- Tarazona, O.A. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2008. The unusual orbitosphenoid of the snakelike lizard *Bachia bicolor*. *Journal of Anatomy* 213: 120-130.
- Uetz, P.; Freed, P. & Hosek, J. 2018. The reptile database: How many species? July 8, 2018 version. Disponible en: <http://www.reptile-database.org/>. Último acceso: febrero de 2020.
- Veronese, L.B. & Krause, L. 1997. Esqueleto pré-sacral e sacral dos lagartos teiídeos (Squamata, Teiidae). *Revista brasileira de Zoologia* 14: 15-34.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J.P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Third Edition. Academic Press. Burlington, Massachusetts, U.S.A.
- Warner, D.A. & Andrews, R.M. 2002. Laboratory and field experiments identify sources of variation in phenotypes and survival of hatchling lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 105-124.
- Werneburg, I. 2009. A standard system to study vertebrate embryos. *PloS One* 4: e5887
- Wiens, J.J. & Slingluff, J.L. 2001. How lizards turn into snakes: A phylogenetic analysis of body form evolution in anguillid lizards. *Evolution* 55: G2303-2318.

© 2020 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>